

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ  
CUCULLANUS CIRRATUS MÜLLER, 1777  
(NEMATODA, CUCULLANIDAE)

М. А. Валовая

Кафедра зоологии беспозвоночных МГУ

Приводится описание эмбрионального и постэмбрионального развития *Cucullanus cirratus*, паразита тресковых рыб, локализующегося в переднем отделе тонкого кишечника.

Данные по эмбриогенезу нематод различных систематических групп далеко не полны. Совершенно не изучен эмбриогенез нематод подотряда *Cucullanata*, крайне мало имеется сведений и относительно постэмбрионального развития этих нематод. Для *Cucullanus minutus* и *C. heterochrous* Гибсон (Gibson, 1972) приводит краткое описание личинок I и II стадий. Описание свободноживущей личинки *C. sphaerocephalus* дано Хромовой (1975). Жизненный цикл нематод этого подотряда до сих пор не изучен.

Половозрелых нематод *C. cirratus* извлекали из кишечника *Gadus morhua*. Самок препарировали в капле воды. Извлеченные яйца переносили в висющую каплю, где происходило дальнейшее развитие. Для получения культуры личинок яйца помещали в чашке Петри и содержали при стабильной температуре 16°.

Оплодотворенные яйца *C. cirratus* имеют размер  $0.084 \times 0.042$  мм. Желток распределен равномерно (рис. 1, а). Оболочка яйца состоит из трех слоев, которые, по-видимому, соответствуют волокнистой, глянцевитой и белковой оболочкам в яйцевой оболочке у *Parascaris equorum* (Завадовский, 1915) (рис. 1, в).

Удалось наблюдать выделение одного полярного тельца (рис. 1, а). На будущем переднем конце полярное тельце выделялось примерно в 80% рассматриваемых случаев, а на заднем — примерно в 20. По-видимому, образуется и тонкая желточная оболочка, которая хорошо заметна на более поздних стадиях эмбрионального развития (рис. 4, в).

Длинная ось яйца соответствует передне-задней оси будущего зародыша. Первая борозда дробления прсходит перпендикулярно длинной оси яйца. Образуются два бластомера: передний АВ и задний  $P_1$  (рис. 2, а). Обычно бластомер  $P_1$  мельче АВ. На стадии двух бластомеров цитоплазма АВ проявляет некоторую амебoidalную активность: на поверхности бластомера образуются протуберанцы, которые характеризуются более светлой протоплазмой (рис. 1, б). Подобная активность длится около часа, причем количество и расположение протуберанцев меняется. Затем бластомер АВ принимает нормальную форму и только непосредственно перед делением наблюдаются токи цитоплазмы внутри бластомеров. Кортикальная активность в дробящихся яйцах нематод представляет собой особенность нормального развития и отмечалась многими авторами у различных видов (Бадолходжаев, 1970; Nigon, Guerrier, Monin, 1960).

Дробление происходит с интервалом 4—5 ч. Второе деление начинается с деления бластомера  $P_1$ , который делится в широтном направлении

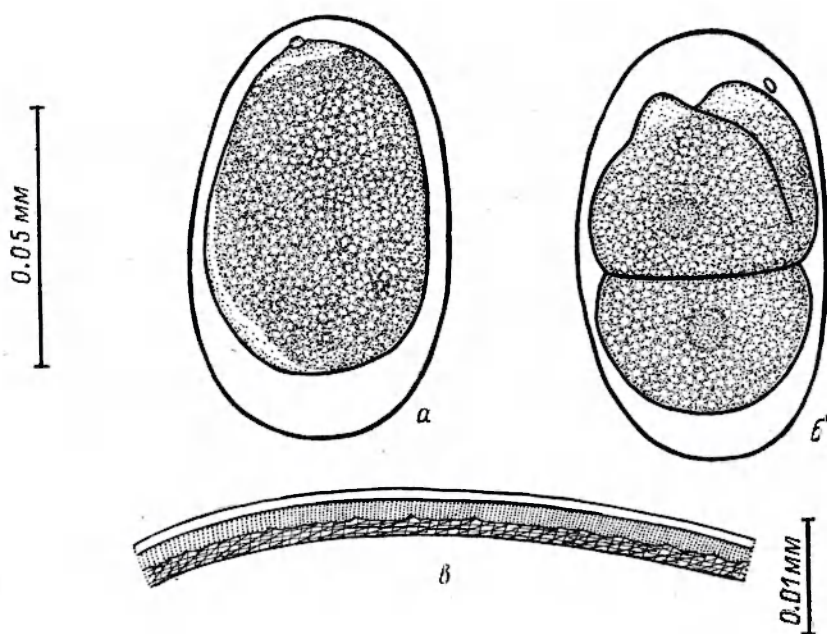


Рис. 1. Зигота и первое деление *C. cirratus*.

а — выделение полярного тельца; б — образование цитоплазматических протуберанцев; в — строение оболочки яйца.

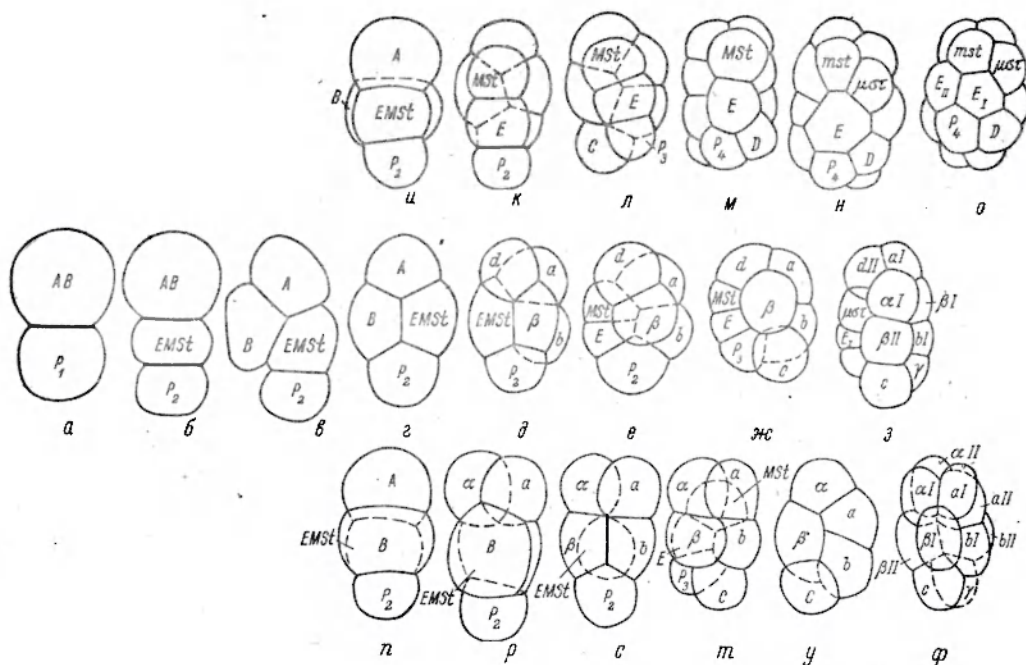


Рис. 2. Нормальное дробление *C. cirratus*.

а — стадия двух бластомеров; б — стадия трех бластомеров; в — Т-образная фигура, перестройка в ромб; д, е, ж, з — стадии 6, 7, 8 и 16 бластомеров сбоку; г — ромб; и — стадия ромба с брюшной стороны; к, л, м, н, о — стадии 7, 8, 14, 15 и 16 бластомеров с брюшной стороны; п — стадия ромба со спинной стороны; р, с — 5 и 6 бластомеров со спинной стороны; т — 8 бластомеров сразу после деления со спинной стороны; у — 8 бластомеров после перестройки со спинной стороны; ф — 16 бластомеров сразу после деления со спинной стороны.

на  $P_2$  и  $EMSt$  (рис. 2, б). Затем следует деление  $AB$  на  $A$  и  $B$  в меридиональном направлении (рис. 2, в). Таким образом, бластомеры располагаются  $T$ -образно. (рис. 2, в). Однако такое расположение сохраняется недолго и фигура начинает перестраиваться, образуя ромб. Еще единый бластомер  $AB$  начинает смещаться от передне-задней оси яйца в направлении к  $P_2$ , который, в свою очередь, смещается по поверхности  $EMSt$  в направлении к  $AB$ . После деления этот процесс ускоряется, и наконец,  $P_2$  ложится между  $B$  и  $EMSt$ , формируя ромб (рис. 2, г). Такой способ деления наблюдается у большинства яиц. Однако имеются случаи, когда в результате второго деления образуется тетраэдр, причем двумя различными способами (рис. 3, б—г, и е, ж). При наблюдении за развитием подобных яиц выяснено, что бластомеры пытаются расположиться в виде ромба, но процесс до конца не доходит и яйца гибнут (рис. 3, г, д). Третьим

типом расположения бластомеров на четырехклеточной стадии является линейное расположение (рис. 3, а). К сожалению, проследить развитие таких яиц не удалось.

На стадии четырехбластомерного ромба клетки зародыша располагаются следующим образом: бластомер  $A$  соответствует переднему концу, бластомер  $P_2$  — заднему,  $B$  — спинной стороне,  $EMSt$  — брюшной стороне зародыша. Плоскость ромба соответствует будущей саггитальной плоскости зародыша.

При третьем делении первыми вступают бластомеры  $A$  и  $B$ , которые делятся в меридиональном направлении. Образуется стадия 6 бластомеров (рис. 2, д,

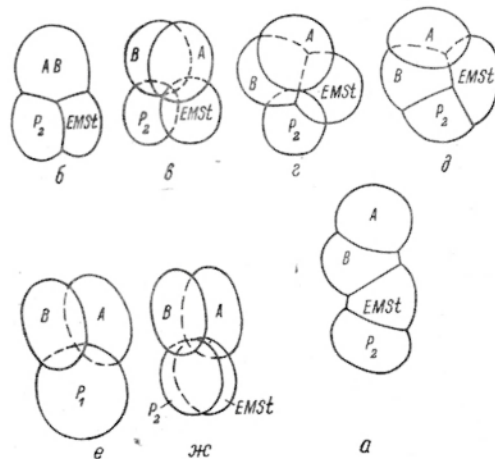


Рис. 3. Абберантное дробление *C. cirratus*.

а — линейное расположение бластомеров на четырехклеточной стадии; б, в — стадия 3 бластомеров; е, ж — расположение 4 бластомеров в виде тетраэдра; г, д — попытки регуляции в ромб.

р, с). Бластомеры  $\beta$  и  $\epsilon$ ,  $\alpha$  и  $a$  образуют на спинной стороне ромбическую группу (рис. 2, с, т, у). Затем делится  $EMSt$  поперечно на переднюю  $MSt$  и заднюю  $E$ , которая примыкает к  $P_2$  (рис. 2, е, к, л). На брюшной стороне эти три бластомера располагаются асимметрично относительно передне-задней оси зародыша (рис. 2, д, т).  $P_2$  делится в широтном направлении на  $C$  и  $P_3$ .  $C$  сразу перемещается на спинную сторону зародыша, вклиниваясь между бластомерами  $\beta$  и  $\epsilon$  (рис. 2, ж, л, у).

При следующем делении, т. е. при переходе к стадии 16 бластомеров, снова первыми делятся дорсальные бластомеры (рис. 2, з, ф). Затем в меридиональном направлении делится бластомер  $P_3$  на  $P_4$  и  $D$  (рис. 2, м) и располагается позади  $E$ . Следующим продольно делится  $MSt$  на  $msr$  и  $mst$  и оба бластомера располагаются впереди  $E$  (рис. 2, н). Последним делится  $E$  также в продольном направлении на  $E_I$  и  $E_{II}$ , отделяя вбок  $E_{II}$  таким образом, что  $E_I$  остается в центре образовавшейся фигуры (рис. 2, о). Таким образом, на стадии 16 бластомеров вентральные бластомеры располагаются асимметрично относительно передне-задней оси зародыша. В зависимости от того, влево или вправо отделяется бластомер  $E_{II}$ , встречаются левые и правые положения вентральных бластомеров. Далее дробление проследить не удалось.

Начальные стадии дробления у различных нематод сильно варьируют. Иванова-Казас (1975) отмечает четыре основных типа дробления нематод: аскаридный, промежуточный, параллельный и линейный. Дробление *C. cirratus* нельзя отнести ни к одному из выше перечисленных типов. От аскаридного типа дробление *C. cirratus* отличается тем, что первым начинает делиться  $P_1$ , только затем  $AB$ , причем образуется стадия трех

бластомеров. Типичной *T*-образной фигуры не образуется, так как перестройка в ромб происходит на стадии 3 бластомеров. В свою очередь сравнение с промежуточным типом, в котором тоже присутствует трехклеточная стадия, показало, что в отличие от типичного промежуточного дробления у *C. cirratus* первым делится бластомер  $P_1$  и его потомок  $P_2$  начинает смещаться в направлении *AB*. Борозда дробления в бластомере *AB* проходит косо, и после его разделения сразу возникает фигура, близкая к ромбу. Таким образом, дробление *C. cirratus* выглядит как промежуточное дробление «наоборот». Способ формирования четырехклеточного ромба у *C. cirratus* своеобразен. Наличие в дроблении этого вида сходства с промежуточным типом весьма показательным, так как промежуточное дробление отмечено (Martini, 1903) у представителей другого подотряда спироурид — *Camallanata*.

При следующем делении клетки *A* и *B* опережают *EMSt* и  $P_2$ . Образовавшаяся шестиклеточная фигура напоминает строение шестиклеточного зародыша у аскариды, но после деления брюшных бластомеров симметрия зародыша нарушается. На этой стадии зародыш *C. cirratus* сравним со стадией 8 бластомеров у зародыша *Turbatrix aceti*, у которого бластомеры  $P_3$ , *E* и *MSt* находятся на брюшной стороне зародыша, а *C* слегка вклинивается между  $\beta$  и  $\epsilon$  (Seck, 1938).

Интересно отметить наличие нескольких вариантов в дроблении яиц *C. cirratus*. Подобное явление отмечено и для других видов нематод (Bonfig, 1925; Dunschen, 1929; Frenzen, 1954; Малахов, Черданцев, 1974). Представляет интерес и наличие асимметрии в расположении бластомеров на стадиях дробления *C. cirratus*. Наличие энантиоморфных конфигураций весьма характерная особенность нематод, отмеченная для многих видов (Zur-Strassen, 1959). Известно также, что асимметрия в расположении клеток на стадиях дробления однозначно связана с асимметрией взрослых нематод: правым и левым изомерам в дроблении соответствуют правые и левые формы взрослых червей (Dunschen, 1929).

Эмбриональное развитие *C. cirratus* обнаруживает определенные параллели с таковыми у представителей других нематод подкласса *Secernentea*, но в то же время обладает значительным своеобразием. Дальнейшие исследования эмбриогенеза кукулянид помогут точнее охарактеризовать тип эмбриогенеза представителей этого подотряда.

Нами также было рассмотрено образование бластопора у *C. cirratus*. Бластопор хорошо выражен на более поздних стадиях развития. Он представляет собой небольшое отверстие неправильной формы на брюшной стороне зародыша (рис. 4, *a*). Потом бластопор вытягивается и принимает щелевидную форму (рис. 4, *b*). Затем края его смыкаются и остаются два отверстия (рис. 4, *c*). Переднее из них впоследствии становится ртом, судьба заднего не прослежена, но, по-видимому, оно превращается в анус. Дальнейшее развитие сопровождается изменением общей формы зародыша. Примерно на 3—4-е сутки образуется стадия головастика (рис. 4, *г*). На 5—6-е сутки образуется червячок, который активно движется внутри желточной оболочки (рис. 4, *д*). Затем личинка растет, сильно увеличиваясь в длину (рис. 4, *е*). Сначала ее тело заполнено зернистой массой, затем она светлеет, особенно с переднего конца. Вылупление происходит на 10—12-е сутки после начала дробления.

Из яйца выходит личинка I стадии. Специальных органов вылупления и проникновения, подобных личиночным зубам аскаридат, у личинок *C. cirratus* не обнаружено. Перед вылуплением тело личинки складывается в виде восьмерки внутри яйца. Личинка передним концом активно трется об оболочку яйца, выдавливая ее наружу в виде купола, и наконец, прорывает.

Описание личинки *C. cirratus* I стадии (рис. 5, *a*). Тело тонкое, головной и хвостовой концы заострены. У живой личинки хорошо различимы трофико-сенсорный и трофико-генитальный отделы. Первый — более светлый, с четко видимым пищеводом. Трофико-генитальный отдел заполнен зернистым содержимым и выглядит более темным.

Личинки весьма подвижны. Длина тела личинки  $0.320 \pm 0.014$  мм, ширина в месте перехода пищевода в кишку  $0.011 \pm 0.0009$  мм. Длина цилиндрического пищевода —  $0.128 \pm 0.005$  мм. Хорошо различима ренетта, которая имеет мешковидную форму и ясно выраженное крупное ядро. Выделительная пора открывается на расстоянии  $0.069 \pm 0.005$  мм от головного конца. Нервное кольцо расположено на расстоянии  $0.040 \pm 0.003$  мм от головного конца. Половой зачаток расположен вентрально, на расстоянии  $0.228 \pm 0.011$  мм от переднего конца и состоит из двух клеток. Ширина

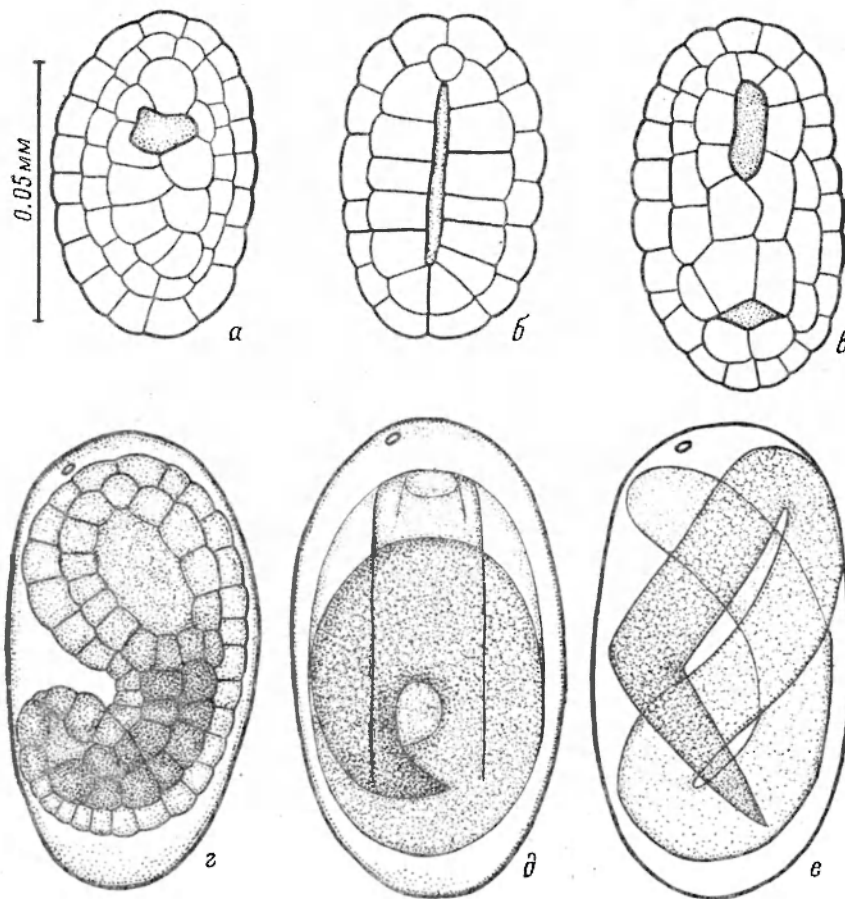


Рис. 4. Поздние стадии развития *C. cirratus*.

а — образование бластопора; б — щелевидный бластопор; в — замыкание бластопора; г — стадия головастика; д — положение зародыша внутри желточной оболочки; е — зародыш через 10 дней после начала дробления.

тела на уровне полового зачатка  $0.009 \pm 0.0005$  мм. Хвост конический, заострен, длиной  $0.038 \pm 0.0013$  мм. Ширина тела на уровне ануса  $0.008 \pm 0.0005$  мм. Нами была обнаружена линяющая личинка I стадии (рис. 5, б).

Описание личинки *C. cirratus* II стадии (рис. 5, в). Личинка длинная, тонкая, головной и хвостовой концы заострены. Длина тела 0.513 мм. Пищевод цилиндрический, его длина 0.186 мм. Наибольшая ширина тела наблюдается в месте перехода пищевода в кишку и равна 0.015 мм. Ренетта мешковидная с крупным ядром. Выделительная пора открывается на расстоянии 0.141 мм от головного конца, нервное кольцо расположено на расстоянии 0.084 мм от головного конца. Хвост конический, длина 0.063 мм. Ширина тела на уровне ануса 0.012 мм.

В нашем материале присутствовали, по-видимому, личинки I и II стадий. Но нам не удалось найти никаких различий, которые позволили



бы их четко разграничить. Результаты измерений всех параметров образуют непрерывный ряд значений. Другими авторами (Хромова, 1975; Gibson, 1972) также не отмечены морфологические различия между личинками I и II стадий, используя которые можно было бы достоверно различать эти стадии.

Ле Ван Хоа и Фам Нгок Кхе (Le Van Hoa, Pham Ngoc Khue, 1967) предполагают наличие линьки у *C. chabaudi* внутри яйцевых обо-

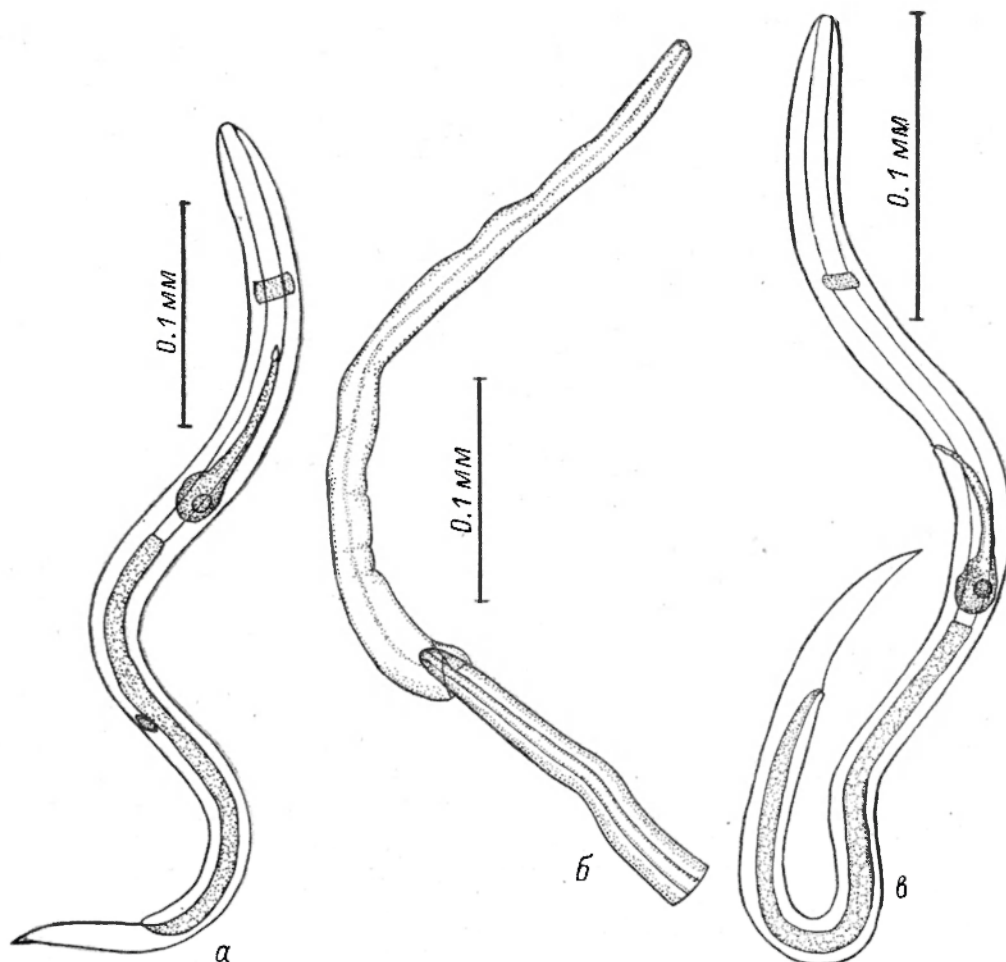


Рис. 5. Постэмбриональное развитие *C. cirratus*.

а — личинка I стадии; б — головной конец личинки во время первой линьки; в — личинка II стадии.

лочек. Нам такое предположение кажется сомнительным, поскольку, по нашим наблюдениям, личинки выходят во внешнюю среду без кутикулярного чехлика. Так как наблюдения за развитием *C. cirratus* проводились во влажной камере, что позволило использовать большие увеличения, то любое отслоение кутикулы внутри яйца у личинки было бы заметно. Характерно изменение поведения личинок по мере их пребывания во внешней среде. Сразу после вылупления личинки весьма активны, все время находятся в движении. Примерно на 2—3-й день после вылупления эти личинки постепенно теряют активность и спокойно лежат на дне чашки Петри. Живыми личинки остаются почти две недели.

Нами было проведено экспериментальное заражение культурой личинок двухдневного возраста литоральных изопод *Jaera albifrons*. Однако результат был отрицательным: при вскрытии 20 экспериментальных рач-

ков спустя 10 дней после заражения личинок кукулянусов обнаружено не было.

Отрицательные данные по заражению беспозвоночных личинками кукулянид были получены и другими авторами. Так, Янишевская (Janiszewska, 1938) заражала яйцами и личинками *C. minutus* ракообразных *Idotea baltica*, *I. viridis*, *Mysis* sp., *Crangon vulgaris*, *Gammarus* sp. Хромова (Ивашкин и Хромова, 1976) подвергла экспериментальному заражению многих беспозвоночных Каспийского моря личинками *C. sphaerocephalus*. Гибсон (1972) пытался использовать в качестве экспериментального промежуточного хозяина для *C. minutus* полихет *Nereis diversicolor*. Для выяснения возможности прямого заражения Хромовой (1975) было проведено двух- и трехкратное заражение двухмесячных осетров *Acipenser güldenstäti* личинками *C. sphaerocephalus*. Однако результаты оказались отрицательными. Таким образом, жизненный цикл кукулянид до сих пор не прослежен. Не ясен вопрос о наличии промежуточного хозяина. Спонтанное заражение личинками кукулянидного типа было отмечено Гибсоном (1972) у *Neomysis integer*, *Corophium volutator*, *Crangon vulgaris*, *Gammarus* sp. Ивашкин и Хромова (1975) из *N. diversicolor* описали личинку, определенную ими как *C. minutus*. Однако еще в 1964 г. Курочкин из нерейсов определил подобных личинок как *Parafilaroides caspicus*. Никитина (личное сообщение) относит этих личинок к *Anisakis* sp. При сравнении рисунков цитируемых авторов наиболее правдоподобным нам кажется отнесение указанных личинок к роду *Anisakis*. Судя по рисунку, у личинок имеется два сверлильных зуба, характерных для личинок аскаридат. Нематода, описанная вышеуказанными авторами, вероятно, находилась на III стадии. Однако при сравнении данной личинки с личинками кукулянусов III стадии из дефинитивного хозяина (Ломакин, 1980; Berland, 1970; Хромова, 1975; Валовая, 1977) образований, подобных личиночным зубам аскаридат, не отмечено. Поэтому вопрос о наличии промежуточного хозяина у кукулянид остается открытым.

#### Л и т е р а т у р а

- Бадалходжаев И. 1970. Изучение движения цитоплазмы в зиготе и blastomeres нематод методом микрокиносъемки. Цитология, 12 (1) : 130—133.
- Валовая М. А. 1977. Морфология *Cucullanus cirratus* Müller, 1777 (Nematoda, Cucullanidae). Паразитология, 11 (5) : 424—430.
- Завадовский Э. М. 1915. О липоидной полупроницаемой оболочке яйца *Ascaris megaloccephala*. Учен. зап. Моск. гор. народн. ун-та, 1 : 5—122.
- Иванова-Казас О. М. 1975. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Изд. «Наука», Новосибирск : 1—370.
- Ивашкин В. М., Хромова Л. А. 1975. К биологии нематод сем. Cucullanidae. Тр. ГЕЛАН, 25 : 37—43.
- Ивашкин В. М., Хромова Л. А. 1976. Основы нематодологии. Изд. «Наука», М., 27 : 1—435.
- Курочкин Ю. В. 1964. Научные итоги 315-й Союзной гельминтологической экспедиции. Тр. Астраханского запов., 9 : 8—33.
- Ломакин В. В. 1970. Распространение и некоторые вопросы биологии *Cucullanus minutus* (Rud., 1919) Nematoda, Camallanata у рыб Каспийского моря. В кн.: Вопросы морской паразитологии, Изд. «Наукова думка», : 68—69.
- Малахов В. В., Черданцев В. Г. 1974. Ранние стадии эмбрионального развития свободноживущей морской нематоды *Anoplostoma vivipara*. В кн.: Биология Белого моря, МГУ, 4 : 154—161.
- Хромова Л. А. 1975. Онтогенез *Dacnitis sphaerocephalus* (Nematoda, Cucullanidae). Зоол. журн., 54 : 449—452.
- Berland B. 1970. On the morphology of the head in four species of the Cucullanidae (Nematoda). Sarsia, 43 : 15—63.
- Bonfig R. 1925. Die Determination der Haupttrichtungen des Embryos von *Ascaris megaloccephala*. Z. wiss. Zool., 124 : 407—456.
- Dunschen F. 1929. Inversentwicklung und Mosaikfrage bei *Ascaris megaloccephala* Qlog. W. Roux Arch. Entw., 155 (1/2) : 237—335.
- Frenzen K. 1954. Biologische Untersuchungen an *Ascaridia galli* Schrank. Z. Parasitenk., 16 : 214—240.
- Gibson D. 1972. Contribution to the life-histories and development of *Cucullanus minutus* Rud., 1819 and *C. heterochrous* Rud., 1802. (Nematoda, Ascaridida). Bull. Brit. Mus. (natur. Hist.) zool., 22 (5) : 153—170.

- L e - V a n - H o a, P h a m - N g o c - K h u e. 1967. Relation entre les Seuratoidea et les Cucullanidae par l'intermediaire d'un nouveau Nematode Campanarougetia campanarougetae n. g., n. sp. parasite des anguilles du sud Viet-Nam. Bull. Soc. pathol. exot., 60 (4): 393—398.
- J a n i s z e w s k a J. 1938. Studien über die Entwicklung und die Lebensweise der parasitischen Würmer in der Flunder (Pleuronectes flesus L.). Mem. Acad. Polon. Ser. B, 1: 68.
- M a r t i n i E. 1903. Über Furchung und Gastrulation bei Cucullanus. Z. wiss. Zool., 74: 501—557.
- N i g o n V., G u e r r i e r R., M o n i n H. 1960. L'architecture polaire de l'oeuf et les mouvements des constituants cellulaires au cours des premières étapes du développement chez quelques Nématodes. Bull. biol. France Belg., 94: 131—202.
- S e c k P. 1938. Zur Entwicklungsmechanik des Essigälchens. Arch. Entw. Mech., 137: 57—85.
- Z u r - S t r a s s e n O. 1959. Neue Beiträge zur Entwicklungsmechanik der Nematoden. Zoologica, 38 (107): 1—142.

---

EMBRYONIC AND POSTEMBRYONIC DEVELOPMENT  
OF CUCULLANUS CIRRATUS MÜLLER, 1777 (NEMATODA, CUCULLANIDAE)

M. A. Valovaya

S U M M A R Y

Embryonal development of *C. cirratus* is described for the first time. The cortical activity at the first stages of cleavage has been noted. The extrusion of one of the polar bodies has been observed. The cleavage of *C. cirratus* is similar to the intermediate type, however there are some peculiarities. At first, the blastopore has a slit-like form, then closes in the middle and thus two openings are formed. The «tadpole» embryo appears in 3—4 days. Hatching of the first stage larvae take place on the 10-th—12-th day after the cleavage starts. The description of it is given. The moulting occurs in water. The description of the second stage larva is also given.

---